Pedobiologia, Bd. 15, S. 299—308 (1975)

Entomologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften,
Praha, ČSSR

Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina[1])

Josef Rusek

Mit 8 Abbildungen

(Angenommen: 10. 12. 1974)

1. Einführung

Die Collembolen und Acarina sind die zahlreichsten Gruppen der Bodenmesofauna, ihre Abundanz erreicht über 100000—700000 Ex./m² Bodenoberfläche. Über die Tätigkeit beider Gruppen bei der Zersetzung des Detritus wurde schon viel geschrieben; dabei wurde in Arbeiten über Acarina insbesondere die Bedeutung der Oribatei hervorgehoben. Von den anderen Gruppen der Acarina sind vor allem die Prädatoren bzw. die Phytophagen eingehender untersucht worden; die Detritophagen bzw. Saprophagen sind schon wegen der Schwierigkeiten der Systematik nicht hinlänglich bekannt. Das gründliche Studium der Mundwerkzeuge der Acarina erbrachte nutzbare Informationen über die Ernährungsspezialisation. Überzeugende Beispiele dafür lieferten insbesondere Karg (1961) und Schuster (1956).

Analysen des Darminhaltes und die Untersuchung der Nahrungspräferenz in den Laborzuchten sowie auch direkte Beobachtungen haben eindeutig die aktive Rolle einer ganzen Reihe von Oribatiden-Arten bei der Bildung der Bodenmikrostruktur bestätigt. Über die Tätigkeit der Collembola bei der Bodenbildung existieren dagegen zwei ganz entgegengesetzte Ansichten: In einer Reihe von Arbeiten, z. B. in den von Kubiena (1948), Schaller (1949), Dunger (1964) u. a., wird die Wichtigkeit der Collembola bei der Zersetzung des Pflanzenabfalles und bei der Bildung der Bodenmikrostruktur betont. Es wurde auch festgestellt (Törne 1966; Naglitsch und Grabert 1968) daß unter Laboratorverhältnissen die Zelluloserotte u. U. langsamer verläuft, wenn Collembolen mikrobielle Prozesse beeinflussen (die Abbauleistung von Reinkulturen mikrobieller Zellulosezersetzer kann extrem hoch sein; die zootischen Einflüsse auf mikrobielle Prozesse sind vermutlich nur in komplizierteren Systemen von erheblicher Bedeutung; s. Törne 1974).

Nach der von Zachariae (1963) vertretenen Auffassung sind die Collembolen für die Bildung der Mikrostrukturen des Boden sowie für andere bodenbildende Prozesse ohne Bedeutung. Nicht nur für Waldböden, sondern auch für Hochgebirgsböden bestreitet Zachariae einen wesentlichen Einfluß der Collembolen, obwohl Kubiena (1955) und Nosek 1967) gegenteilige Feststellungen machen konnten.

Die Boden-Mikrobiologen und die Geobotaniker sind über die Probleme der Bodenzoologie größtenteils nur aus bodenbiologischen oder bodenzoologischen Kompendien informiert. Nur so konnte sich bei ihnen die Meinung bilden, daß die Collembolen bei der Zersetzung des Pflanzenabfalls und bei der Bildung der Bodenmikrostruktur nur eine unwichtige Rolle spielen, obgleich sie auch im Boden mit einer hohen Abundanz auftreten. Vor uns steht nun die Frage, welche der bisher gegensätzlichen Auffassungen der Realität am besten gerecht wird.

---

1) Überarbeiteter Text eines Vortrags zum Symposium „Rolle der bodeobewohnenden Wirbellosen und Mikroorganismen in Biogeocönosen" (Moskau, 6.—11. 8. 1974).

2. Methodik

Der Anteil der Collembolen an den Abbauprozessen im Boden und an der Bildung der Bodenmikrostruktur wurde durch mehrere Methoden verfolgt. Beim Studium von xerothermen Rendsinaböden in Mittel-Böhmen (Kubíková und Rusek, im Druck), von Rankerböden bei Praha sowie von Rankern und Rendsinen in der Hohen Tatra wurden die Spuren der Tätigkeit der Collembolen an Hand von Bodendünnschliffen verfolgt.

Parallel mit diesen Untersuchungen wurden synökologische Analysen der Bodenfauna von denselben Standorten durchgeführt. Bei verschiedenen Gruppen der fixierten Bodentiere wurde der Darminhalt mikroskopisch analysiert und bei verschiedenen Collembolen-Arten wurde im Labor die Nahrungspräferenz in Versuchsanlagen bestimmt. Die Gestalt und die Größe der Exkremente von verschiedenen Gruppen der Bodenfauna wurde direkt im Freien oder im Labor an den Pellets von den frisch gefangenen Tieren studiert. So konnten an den Dünnschliffen von verschiedenen Standorten und verschiedenen Bodentypen die Exkremente jeder wichtigen Tiergruppe genau bestimmt werden. Die Bodendünnschliffe wurden im normalen und im polarisierten Licht untersucht.

3. Auswertung der Bodendünnschliffe

Es werden hier nur Resultate erwähnt, die in direkter Beziehung zur Lösung der Frage nach der bodenbildenden Rolle der Collembolen in verschiedenen Ökosystemen stehen.

Im Gebiet des Böhmischen Karstes wurden drei Subtypen der Rendsinaböden gründlicher studiert. Diese Subtypen repräsentieren zugleich das Ausgangs-, Mittel- und End-

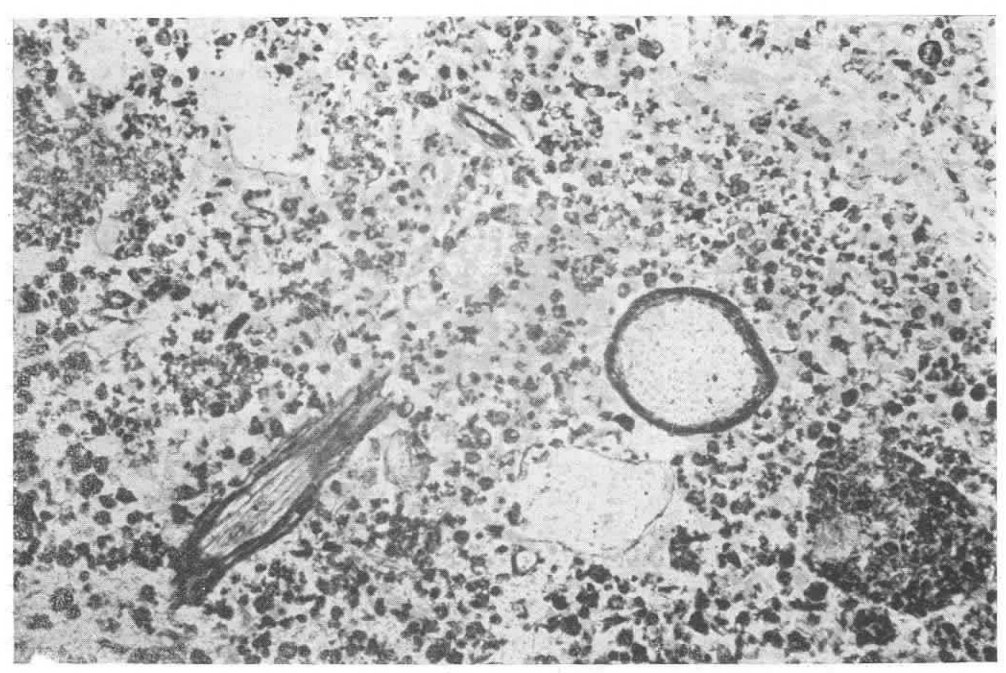


Abb. 1. Dünnschliff aus einer Protorendsina. Der größte Teil der Exkremente wurde von Collembolen und Oribatei ausgeschieden.
Thin section through Protorendsina. Excrements are primarily from Collembola and Oribatei.

Abb. 2 u. 3. Dünnschliff einer Probe aus den oberen Schichten einer Moderrendsina im normalen (Abb. 2) und im polarisierten Licht (Abb. 3). (l) Blätter von *Quercus pubescens*, (c) Collembolenexcremente, (o) Oribatidenexkremente, (z) Lumbricidenexkremente (Quarzkörner erscheinen im polarisierten Licht als helle Flecken im Bild).
Thin section through the upper horizons of Moderrendsina in normal (Fig. 2) and polarized light (Fig. 3). (l) leaves from *Quercus pubescens*, (c) excrements from Collembola, (o) excrements from Oribatei, (z) excrements from Lumbricidae (small grains of quartz appear in polarized light as light spots).

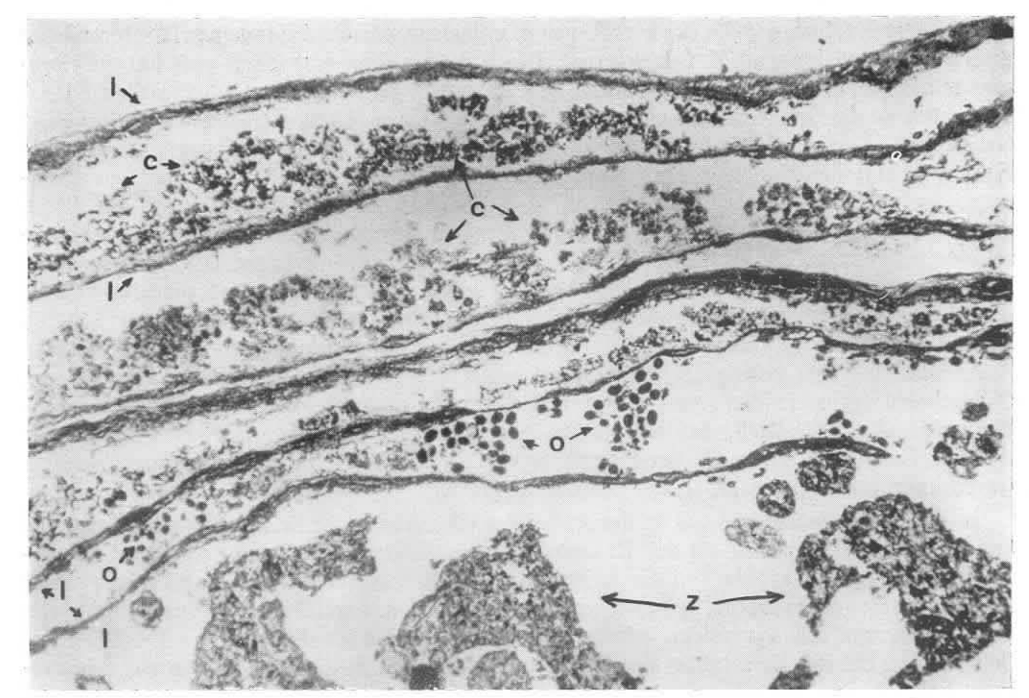
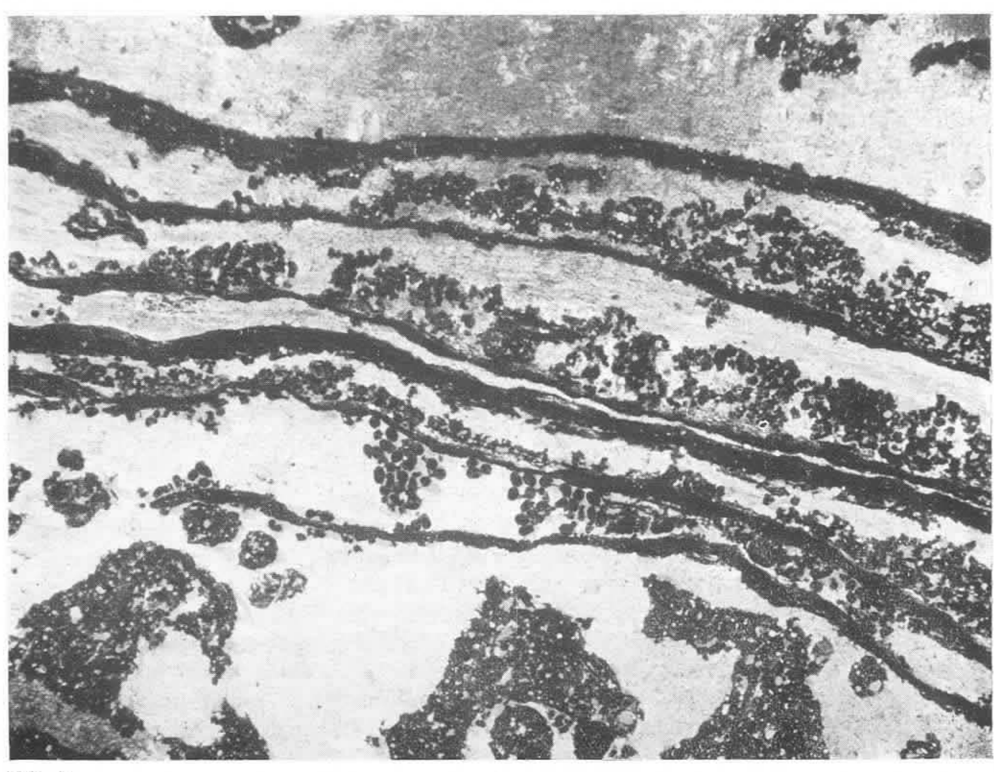


Abb. 2


Abb. 3

stadium der Evolutionsreihe der xerothermen, mitteleuropäischen Rendsinen (Protorendsina mullartige Rendsine und Moderrendsina). Die Protorendsina entwickelt sich unter Felsensteppe mit offener Pflanzengesellschaft (Assoziation Seseli-Festucetum duriusculae Klika, 1933), die mullartige Rendsina entwickelt sich unter einer geschlossenen Pflanzendecke der Grassteppe (Erysimo-Festucetum valesiacae Klika, 1933 und Carici-Festucetum sulcatae Klika, 1951); die Moderrendsina kommt im xerothermen Eichenbestand (Lathyro-Quercetum pubescentis Klika, 1938) vor. Auf den Bodendünnschliffen von Proben aus diesen drei verschiedenen Rendsina-Subtypen wurden mikromorphologisch sehr auffallende Unterschiede festgestellt. Die einfachste Mikrostruktur hat die Protorendsina. Die Moderrensdina hat dagegen eine sehr komplizierte und heterogene Struktur. Bei der Protorendsina besteht das ganze 2—5 cm tiefe A-C-Profil aus Exkrementen von Collembola und Oribatei (Abb. 1). Die Exkremente der Collembolen (Durchmesser 30—50 μm) wurden durch Vergleich mit den Exkrementen frisch gefangener Exemplare bestimmt (s. Abschn. 2). Die Exkremente von Collembolen unterscheiden sich von denen der Oribatei dadurch, daß sie in der Regel kleine Mineralpartikel enthalten, daß ihre Oberfläche nicht glatt und ihre Gestalt unregelmäßig ist. Die Exkremente von Oribatei dagegen enthalten keine Mineralpartikel und sind im Querschnitt rund oder oval, an der Oberfläche glatt.

In der mullartigen Rendsina ist der Anteil der erkennbaren Exkremente von Collembolen und Oribatei im Verhältnis zu den Exkrementen von Diplopoden, Lumbriciden und Enchytraeiden gering. Der größte Teil der Exkremente der Collembolen und Oribatei wird von der Bodenmakrofauna verzehrt, wie wir es deutlich an Dünnschliffen der Exkremente von Diplopoden und Enchytraeiden erkennen können. Daraus ist die wichtige Funktion der Collembolen bei der Zersetzung des Pflanzenabfalles auch in der mullartigen Rendsina erkenntlich.

Eine ganz andere Mikrostruktur weist die Moderrendsina unter dem xerothermen Eichenbestand auf. Die Mikrostruktur ist hier nicht nur vertikal, sondern auch horizontal sehr differenziert. Die Collembolen, zusammen mit Oribatiden, sind hier sehr aktiv an der Zersetzung der Streu von *Quercus pubescens* und anderen Bäumen beteiligt. Die abgefallenen Blätter liegen in der Streuschicht dicht aufeinander; die Collembolen nagen zuerst die Kutikula ab und dann skelettieren sie die Blätter gänzlich. Auch hier unterscheiden sich die Exkremente der Collembolen von den Exkrementen der Oribatei nach dem Mineralpartikelgehalt und der Gestalt sehr deutlich (Abb. 2, 3). Außerhalb der Streuschicht kommen in der Moderrendsina Collembolenexkremente in größeren Mengen auch in den Hohlräumen zwischen den Exkrementen von Diplopoden, Dipterenlarven, Isopoden und auch in den Gängen von Lumbriciden vor. Das alles weist auf die wichtige Funktion der Collembolen bei der Zersetzung der Blattstreu und bei der Bildung der Bodenmikrostruktur dieses Rendsina-Subtypes hin.

Ähnliche Verhältnisse wurden auch in den Rendsinaböden und Rankern der Hohen Tatra und in der Umgebung von Praha festgestellt. In der Tatra sind aber die Exkremente (nicht die der Collembolen!) nicht so stabil; sie zerfallen durch Frostwirkung in kleinere Teilchen.

Auf Grund des Studiums der Bodenmikrostruktur und der ökologischen Verhältnisse in einigen Bodentypen Mitteleuropas (s. Kubíková und Rusek 1975, im Druck) können wir einige Schlußfolgerungen in bezug auf die Rolle der Collembolen bei den bodenbildenden Prozessen machen. In Böden in denen die ökologischen Verhältnisse die Besiedlung mit euedaphischen Gruppen mit höheren Ansprüchen an die Bodenfeuchtigkeit und niedrige Bodentemperatur (z. B. Diplopoda, Enchytraeidae, Lumbricidae) nicht erlauben, wird die Bodenmikrostruktur nur aus Exkrementen von Collembolen und Oribatiden gebildet. Das ist z. B. für die Protorendsina und für die seichten Rankerböden typisch. In diesen flachgründigen Bodentypen, die während des Sommers und des Herbstes stark austrocknen und während des Winters ganz durchfroren sind, können z. B. die Lumbriciden, Enchytraeiden und Diplopoden während des größten Teiles des Jahres nicht leben und deshalb keine mikromorphologisch nachweisbaren Spuren ihrer Tätigkeit hinterlassen. Auch in den

anderen mitteleuropäischen Bodentypen beteiligen sich Collembolen aktiv an der Zersetzung des Pflanzenabfalls; in diesen Böden sind aber ihre Exkremente unregelmäßig verteilt (pattern distribution).

4. Nahrungsansprüche der Collembolen

Ähnlich wie Oribatiden sind auch die Collembolen durch unterschiedliche Nahrungsspezialisierung charakterisiert. Während der Phylogenese haben sich im Zusammenhang mit der Nahrungsspezialisation auch die Mundwerkzeuge und der Verdauungstrakt verschieden entwickelt. Die Nahrungsspezialisierung kommt aber auch bei Arten vor, die keine spezialisierte Mundwerkzeuge besitzen. So können sich verschiedene Arten derselben Gattung oder Familie sehr streng voneinander unterscheiden: z. B. *Onychiurus armatus* (TULLBERG, 1869) sensu STACH, 1954 ernährt sich von Pilzhyphen, Bakterien und rottendem Detritus sowie von Leichen kleiner Bodentiere. Zusammen mit der genannten Nahrung nehmen Tiere dieser Art auch kleine Mineralpartikel in den Verdauungstrakt auf (Abb. 6 und 7). *Onychiurus papulosus* GISIN, 1964 ernährt sich dagegen nur von Mikroorganismen, die sie von der Oberflächen der Streu abschabt. *Onychiurus denisi* STACH, 1934 ist noch enger spezialisiert: in den Kulturen wurde von Tieren dieser Art als Nahrung vorgelegte trockene Hefe, die in den Zuchtgefäßen sich vermehrenden Pilzhyphen, Fallaub verschiedener Bäume, *Pleurococcus* sp. und Moose nicht angenommen. *Onychiurus denisi* ernährt sich vermutlich nur von einer Gruppe oder Art von Pilzhyphen; die mikroskopische Analyse des Darminhaltes frisch gefangener Exemplare deutet darauf hin. Von Pilzhyphen und sich zersetzendem

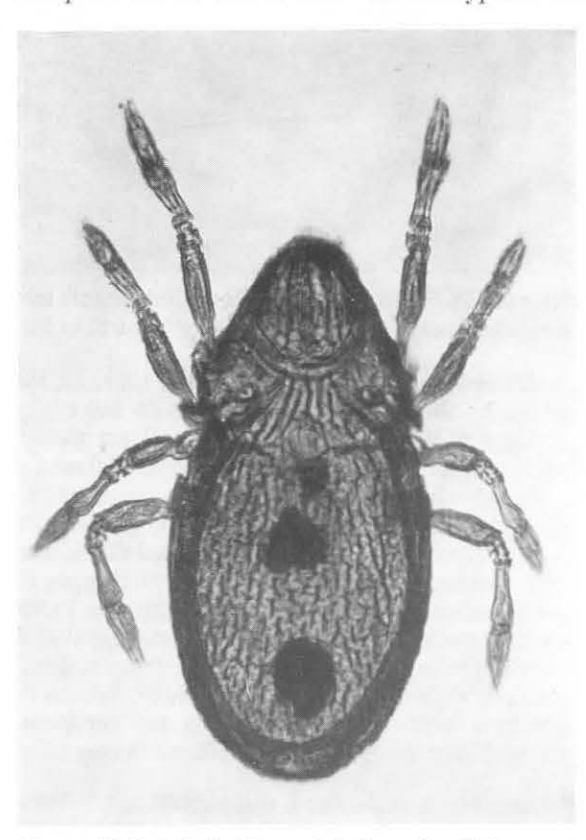


Abb. 4. *Passalozetes africanus* (Oribatei); im Darm sind die ovalen Exkremente ohne Mineralpartikel gut erkennbar.
Passalozetes africanus (Oribatei); the oval pellets without mineral particles are visible in the intestine.

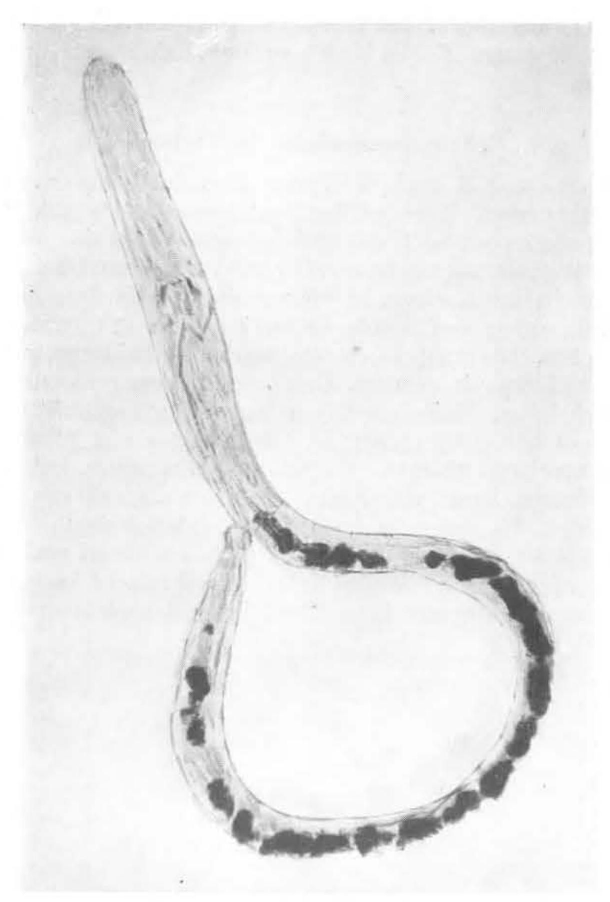


Abb. 5. Auch die Vertreter der Enchytraeiden formieren die Exkremente schon im Darm.
The shape of enchytraeid excrements is also formed in the intestine as in the case of oribatids.

Detritus ernähren sich *Mesaphorura krausbaueri* Börner, 1901, *M. sylvatica* (Rusek, 1971) und *Stenaphorura quadrispina* Börner, 1901, die zusammen mit dem organischen Material auch eine Menge von kleinen Mineralpartikeln in den Darm aufnehmen. *Paratullbergia callipygos* (Börner, 1902) scheint dagegen wieder ein enger Nahrungsspezialist zu sein. In den Kulturen hat sie, ähnlich wie *Onychiurus denisi*, die verschiedenste Nahrung nicht angenommen. Im Darminhalt wurde bei dieser Art eine Menge von Pilzhyphen, Sporen und kleine Teilchen morschen Holzes festgestellt. Im Labor und durch direkte Beobachtung im Freien wurde festgestellt, daß sich verschiedene Arten der Gattungen *Folsomia*, *Isotoma* und *Tomocerus* (Abb. 8) sehr aktiv an der Skelettierung auch frischen Fallaubs beteiligen.

Ähnlich wie bei den Oribatiden kann man nicht behaupten, daß sich alle Collembolenarten gleichermaßen an den bodenbildenden Prozessen beteiligen. Die Collembolen sind trophisch noch ungleichartiger als die Oribatei. Die Vorstellung, daß die Collembolen im Boden und seinen Auflageschichten keine wichtige Funktion bei der Zersetzung des Pflanzenabfalles und bei der Entwicklung der Bodenmikrostruktur haben, ist unbegründet.

5. Differentialmerkmale der Exkremente von Collembolen, Oribatiden und Enchytraeiden

Zur Bestimmung der Exkremente in den Bodendünnschliffen ist eine Differentialdiagnostik vonnöten. Bei Auswertung von Bodendünnschliffen müssen wir außerdem von der

synökologischen Analyse der Bodenfauna desselben Standortes ausgehen. Die Exkremente der Diplopoda, Lumbricidae, Isopoda, einiger Dipterenlarven und anderer Gruppen der Bodenmakrofauna sind in der Literatur genügend beschrieben worden. Die Exkremente von Collembola wurden dagegen von einigen Verfassern mit den Exkrementen von Oribatiden und Enchytraeiden verwechselt. Wie unterscheiden sich die Exkremente dieser drei wichtigen Gruppen der Bodenfauna, wie kann man sie in den Bodendünnschliffen genau bestimmen?

Die Exkremente von Oribatei haben eine sehr charakteristische Gestalt. Ihre charakteristische Gestalt wird schon im Mitteldarm formiert (Abb. 4). In den Dünnschliffen sind sie oval oder rund, 30—50 μm im Durchmesser. Niemals enthalten sie Mineralpartikel, die Oberfläche ist glatt.

Dagegen sind die Collembolenexkremente im Dünnschliff unregelmäßig rund und erreichen 30—90 μm im Durchmesser. In der Streuschicht können auch Exkremente über 100 μm im Durchmesser vorkommen. Sie werden von den größten Vertretern der Gattung *Tomocerus*, *Orchesella*, *Entomobrya* und *Isotoma* ausgeschieden. Für den größten Teil der Collembolenexkremente ist das Vorkommen von kleinen Mineralpartikeln charakteristisch. Die Gestalt der Kotballen wird bei den Collembolen im Rectum formiert, obgleich schon der ganze Mitteldarm mit einer kompakten, schwarzen oder braunen Nahrungsmasse gefüllt ist (Abb. 6, 7). Nur bei einigen Gattungen werden die Exkremente schon im Mitteldarm (ähnlich wie bei den Oribatiden) formiert, so z. B. bei *Megalothorax minimus* WILLEM, 1900.

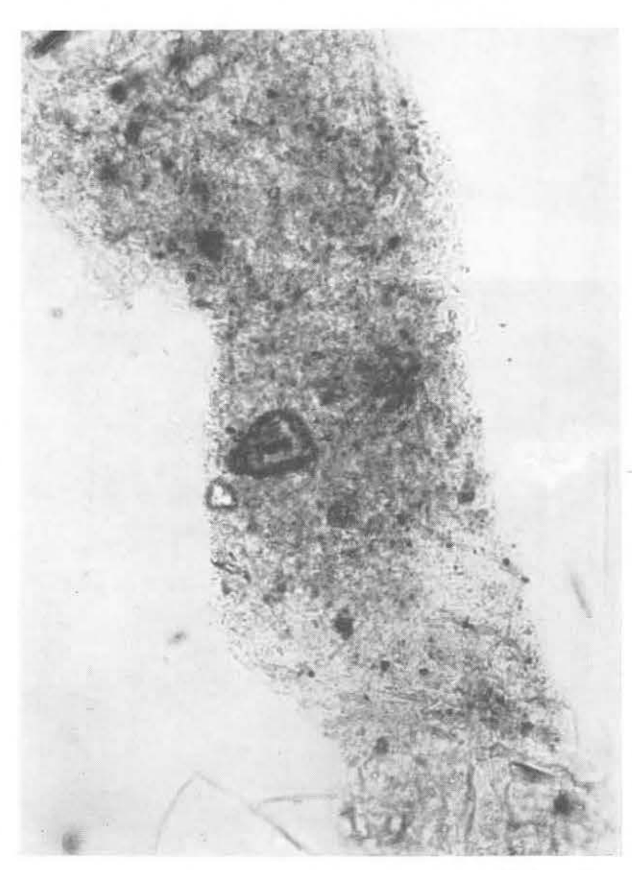


Abb. 6 u. 7. Darminhalt von *Onychiurus armatus* mit Pflanzenpartikeln, Pilzhyphen und Mineralpartikeln.
Gut contents of *Onychiurus armatus* with plant remnants, fungal hyphae and mineral particles.

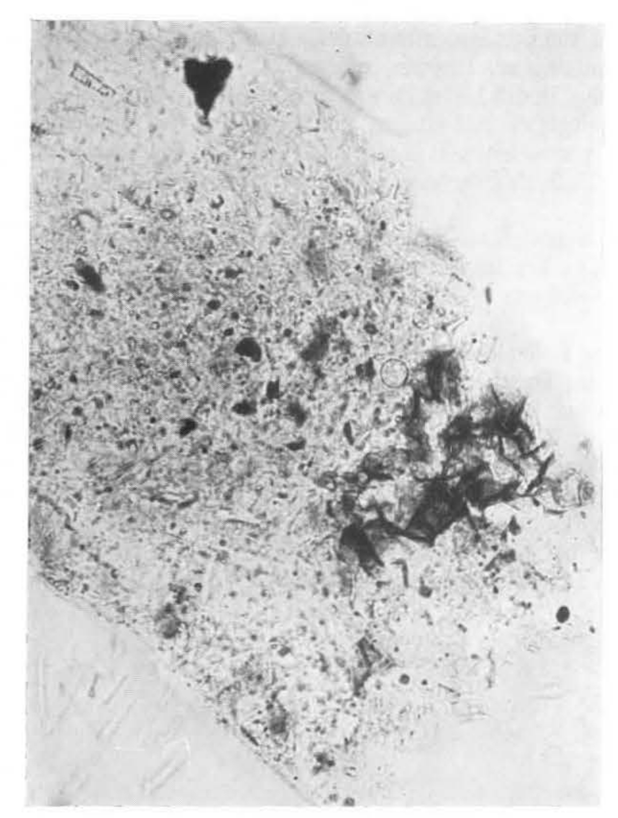


Abb. 7



Abb. 8. Zu den Zersetzern des Pflanzenabfalles gehört die Art *Tomocerus vulgaris*. Zwischen den Antennen sind drei Losungsballen von dieser Collembolenart gut erkennbar (helle Flecke im Bild). *Tomocerus vulgaris* belongs to the litter decomposers. Note three pellets (lighter spots) from this Collembolan species between the antennae.

Die Exkremente von Enchytraeiden sind wesentlich größer als die von Collembolen. Sie erreichen 120—200 μm im Durchmesser. Zur Verformung kommt es schon im Mitteldarm (Abb. 5). Die Gestalt der Exkremente von Enchytraeiden ist extrem unregelmäßig; sie enthalten große Stücke von Pflanzengewebe, Pilzhyphen und größere Mineralpartikel. Sie sind oftmals auch von kleineren Collembolen- und Oribatiden-Exkrementen, die den Enchytraeiden als Nahrung dienen, zusammengesetzt. Enchytraeiden-Exkremente zerfallen dann wieder in die ursprünglichgen Komponenten.

Die Differentialmerkmale der Exkremente der drei angeführten Gruppen der Bodenfauna sind in der Tabelle 1 übersichtlich zusammengestellt worden.

Tabelle 1. Differentialmerkmale der Exkremente von Collembola, Oribatei und Enchytraeidae
Differential characters of Collembolan, Oribatid and Enchytraeid excrements

	Collembola	Oribatei	Enchytraeidae
Größe der Exkremente (in μm)	30—90, manchmal über 100	30—50	120—200
Size of excrements (in μm)	30—90, sometimes above 100		
Gestalt der Exkremente im Dünnschliff	unregelmäßig rund	oval, rund	extrem unregelmäßig
Shape of excrements in thin section	irregular round	oval, round	extreme irregular
Oberfläche der Exkremente Surface of excrements	unregelmäßig irregular	glatt smooth	unregelmäßig irregular
Mineralpartikel in den Exkrementen	meistens vorhanden	fehlen	vorhanden
Mineral particles in excrements	usually present	absent	present
Charakter der Exkremente	kompakt	kompakt	oft in die ursprünglichen Komponenten zerfallend
Feature of excrements	compact	compact	often divided into primary components (pellets of microarthropods, plant and mineral materials)

6. Zusammenfassung . Summary

Die mikroskopische Analyse von Bodendünschliffen und vom Darminhalt einiger Bodentiergruppen, Untersuchung der synökologischen Verhältnisse der Bodenfauna in verschiedenen Bodentypen sowie Nahrungswahlversuche ermöglichten es, die Rolle und die Bedeutung einiger Gruppen des Zooedaphons bei der Zersetzung des Pflanzenabfalles und bei der Formierung der Bodenmikrostruktur zu erfassen. Es wurde eindeutig die wichtige Rolle der Collembolen bei diesen Prozessen festgestellt. Die Protorendsinen und Ranker entstehen durch die Tätigkeit der Collembolen und Oribatiden; ihr A-Horizont besteht aus Exkrementen dieser Tiere. In anderen Bodentypen ist die Tätigkeit der Collembolen ebenso wichtig; ihre Exkremente sind jedoch in diesen Böden unregelmäßig verteilt (pattern distribution). Nicht alle Collembolenarten beteiligen sich in gleichem Maße an der Zersetzung des Pflanzlichen Abfalles. Ihre trophische Differenzierung ist wahrscheinlich viel größer als die der Oribatiden. Die Exkremente der Collembolen sind in den Bodendünnschliffen von Exkrementen der Oribatiden und Enchytraeiden gut unterscheidbar. Es wurden Differentialmerkmale der Exkremente von Collembolen, Oribatiden und Enchytraeiden beschrieben.

[Soil forming function of Collembola and Acarina]

Analysis of thin soil section and gut contents of all important groups of soil fauna (Lumbricidae, Diplopoda, Enchytraeidae, Isopoda, Oribatei, Collembola, etc.), investigation of synecological relationships of these faunal groups in different rendsina and ranker soil types and research on food

preference were used to determine the role and significance of these groups of zooedaphon in disintegration of plant litter and in forming the microstructure of soil. Collembola play an important part in these processes. The microstructure of protorendsina and ranker soils results from the activity of Collembola and Oribatei. The whole profile of these soil types is formed by small pellets of these two groups of soil microarthropods. In other soil types, the activity of Collembola is also important, their pellets, however, are irregularly distributed in the soil profile (pattern distribution). Not all species of Collembola play an equal part in plant litter disintegration. Their trophic differentiation is much greater than that of Oribatei. In soil slides, the pellets of Collembola are well distinguishable from those of Oribatei and Enchytraeidae. Differential characters of Collembolan, Oribatid and Enchytraeid excrements are given.

7. Dank

Für die sprachliche Korrektur des Manuskriptes bin ich Dr. E. von Törne (Eberswalde) und Dr. V. G. Marshall (Victoria, B. C.) sehr verbunden.

8. Literatur

Dunger, W., 1964. Tiere im Boden. Die neue Brehm-Bücherei. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. 264 pp.
Karg, W., 1961: Ökologische Untersuchungen von edaphischen Gamasiden (Acarina, Parasitiformes). Pedobiologia **1**, 53—74, 77—98.
Kubiëna, W. L., 1948. Entwicklungslehre des Bodens. Wien.
— 1955. Animal activity in soils as a decisive factor in establishment of humus forms. In: Kevan, D. K. McE. (ed.): Soil zoology, 73—82.
Kubíková, J., et J. Rusek, 1975. Development of xerothermic rendsinas. A study in ecology and soil microstructure. Rozpravy ČSAV, in press.
Naglitsch, F., und F. Grabert, 1968. Zu Fragen des biogenen Abbaues von Stroh unter kontrollierten Versuchsbedingungen. Pedobiologia **7**, 353—361.
Nosek, J., 1967. Biosukzession in Böden der Niederen Tatra. In: Graff, O., and J. E. Satchell (eds.): Progress in soil biology, 141—147.
Schaller, F., 1949. Zur Oekologie der Collembolen in Kalksteinböden. Zool. Jb. **78**, 263—293.
Schuster, R., 1956. Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere **45**, 1—33.
Törne, E. von, 1966. Über den Verlauf der Zelluloserotte unter biotisch verschiedenen Versuchsbedingungen. Pedobiologia **6**, 226—237.
— 1974. Experimentelle Motivation systemökologischer Deutungen von zootischen Aggregationen im Boden. Pedobiologia **14**, 324—338.
Zachariae, G., 1963. Was leisten Collembolen für den Waldhumus? In: Doeksen, J., and J. van der Drift (eds.): Soil organisms, 109—124.

Anschrift des Verfassers: Dr. Josef Rusek, Entomologický ústav, ČSAV, Viničná 7, ČS — 12800 Praha 2, ČSSR.